

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра прикладной экологии

Шудрик Арсений Юрьевич

Взаимоотношения муравьев и растений на примере муравьев рода
Pseudomyrmex Lund, 1831 (Hymenoptera, Formicidae) в Мексике

Магистерская диссертация

Работа выполнена на кафедре прикладной экологии

(зав. кафедрой – д.б.н., проф., Бродский А. К.)

Научный руководитель:

к.б.н., стар. преп., Дубовиков Д.А.

Санкт-Петербург
2016

Содержание

Введение	3
1. Муравьи и растения: постановка проблемы	5
1.1 Антагонистические взаимоотношения.....	7
1.2 Мутуализм и антогонизм.....	10
1.3 Прямые взаимодействия.....	14
1.4 Морфологические, экологические, этологические и другие адаптивные приспособления к симбиотическим отношениям с растениями у муравьев.....	21
2. Материал и методы	27
3. Результаты и обсуждение	30
4. Выводы	39
Благодарности	40
Список литературы	41

Введение

Муравьи (Formicidae) — семейство насекомых из отряда перепончатокрылых Hymenoptera. Это самое многочисленное по количеству особей семейство насекомых. Они являются одной из самых многочисленных как по численности, так и по биомассе групп животных. По оценке известного американского мирмеколога Э. Вильсона, на нашей планете живёт около 10^{15} муравьёв. Их так много, что примерно 8 миллионов особей живут под землей в один гектар амазонских тропических лесов (Hölldobler, Wilson, 1990), а также, по некоторым оценкам муравьи, составляют от 10% до 15% всей животной биомассы во многих наземных экосистемах (Beattie, Hughes, 2002). В семействе муравьёв в настоящее время насчитывается 13211 вид принадлежащих 328 родам из 16 подсемейств (Bolton, 2016). Муравьи заселяют самые разнообразные биотопы. Они распространены почти во всех ландшафтах, они обитают во влажных тропических лесах, где их особенно много, немало видов встречается в лесах умеренного пояса и в безводных пустынях, очень мало их в тундрах. Их только нет в полярных ледяных пустынях, в Антарктиде, в Гренландии и в Исландии, а также на покрытых ледниками вершинах гор. Среди ископаемых видов есть 4 подсемейства, 150 родов, 729 видов и 2 подвида. Каждый год описываются всё новые и новые виды и роды и учитывая то, что муравьи многих районов земного шара почти не изучены, это число будет значительно увеличено. Муравьи занимают различные экологические ниши и в состоянии использовать широкий ассортимент пищевых ресурсов, будучи прямыми или косвенными потребителями листьев, падальщиками и хищниками. Большинство видов муравьёв всеядны, но некоторые специализируются на определённой пище. Гнёзда у муравьёв разнообразны. Большинство муравьев живет в земле. В горах и на каменистых равнинах муравьи предпочитают поселяться под камнями. Камень — отличный аккумулятор солнечного тепла. Днём он хорошо нагревается на солнце и долго сохраняет тепло вечером и ночью. В лесах излюбленное место поселения муравьев — отмирающая древесина. Многие виды строят гнёзда в старых пнях, стоящих или лежащих на земле стволах деревьев, в гнилых ветках и кусках древесины. Кроме того, муравьи могут жить в живых растениях, с которыми, как правило, находятся во взаимовыгодных отношениях.

Экологическая роль муравьёв в природе огромна. В большинстве экосистем суши их биомасса намного превышает биомассу позвоночных животных, они являются

важными звеньями в пищевых цепях. Муравьи являются основными хищниками среди беспозвоночных. Они играют существенную роль в круговороте веществ. При строительстве гнезд муравьи обогащают почву питательными веществами, улучшают ее структуру. В тропиках по участию в почвообразовании они превосходят дождевых червей. В лесах умеренного пояса и тропических лесах муравьи обеспечивают перемещение и аэрацию грунта. Муравьи, поселяющиеся в древесине или устраивающие свои гнёзда в старых пнях, принимают участие в механическом разрушении мёртвой древесины, ускоряя процессы её разложения. Поэтому муравьи являются важным звеном в круговороте веществ в лесных экосистемах.

Муравьи имеют различные взаимоотношения с другими организмами. Долгая коэволюция муравьёв с другими видами привела к появлению разнообразных отношений между ними — мимикрии, комменсализма, паразитизма и мутуализма. Существуют различные взаимоотношения муравьёв и растений, о которых в основном будет сказано в следующем разделе.

Учитывая перечисленное выше разнообразие форм взаимоотношений муравьёв и растений, а также не достаточную изученность этих явлений, тема нашего исследования представляется весьма актуальной.

Целью нашего исследования являются изучение взаимоотношений между муравьями и растениями на примере муравьёв рода *Pseudomyrmex* в Мексике. Для этого нами были поставлены следующие задачи:

1. По оригинальным и литературным данным оценить видовое разнообразие муравьёв рода *Pseudomyrmex* в Мексике.
2. На основании наших данных проанализировать различные типы взаимоотношений муравьёв данного рода с растениями.
3. На примере трех модельных видов акаций описать особенности взаимоотношений этих растений с муравьями.
4. Дать объяснение возможным путям формирования «многовидовых» ассоциаций муравьёв, заселяющих акации.

Муравьи и растения

Отношения между муравьями и растениями давно привлекали внимание натуралистов. Подобные взаимоотношения весьма различны. Наиболее простые случаи когда муравьи используют живые или мертвые части растений в качестве жилища. Например, различные виды *Camponotus* живут в полостях бамбука, и проедают себе полости в стволах пальм и других растений. Но многие типы взаимоотношений муравьев и растений являются классическим примером коэволюции животных и растений. Это очень интересное явление, поразившее первых наблюдателей своей целесообразностью, ещё недостаточно исследовано. В природе большинство видов насекомых с присущей им формой существования вступают во взаимодействия с растениями. Эти взаимоотношения касаются существенных сторон жизни видов и имеют значение для их выживания. Общественные насекомые - термиты, осы, шмели и пчелы, в том числе и муравьи играют важнейшую роль практически во всех экосистемах суши. Взаимодействия насекомых с растениями формировались на самых ранних этапах эволюции и в дальнейшем совершенствовались параллельно. Муравьи обладают высокоразвитой эусоциальностью, поэтому легко приспосабливаются к жизни в различных местах обитания, в том числе и в растениях. Муравьи могут поселяться в растения различными способами, поскольку видов муравьев много. Муравьи являются самой доминирующей группой насекомых на Земле, биологически и численно. Покрытосеменные, или цветковые растения, являются доминирующей группой растений на Земле, более чем 100 миллионов лет, содержат около 250000-300000 видов, на сегодняшний день это наибольшее количество видов растений любой группы (Raven, Evert, Eichhorn, 1986; Schneider et al., 2004). Покрытосеменные составляют большую часть видимого мира современных растений их изучение, их эволюция и экология, как и у муравьев, важны для того, чтобы понять экологию наземных биологических сообществ.

Сведения о взаимовыгодных взаимоотношениях между муравьями и растениями присутствует в классических исследованиях (Belt, 1874; Delpino, 1875, Trelease, 1881). В середине 1960-х годов, Джанзен изучал взаимодействие между растениями *Acacia cornigera* (Fabaceae) и муравьями *Pseudomyrmex ferruginea*, в восточной Мексике (Janzen 1966, 1967a, 1967b, 1969, 1973). Он показал, что случилось с растениями, которые были лишены защиты от травоядных, так как некоторые акации, которые связанные с

муравьями *Pseudomyrmex* в значительной степени зависят от активности муравьев для их защиты. Ассоциация *Acacia* и *Pseudomyrmex*, является одним из наиболее широко известных и наиболее широко используемый примером мутуализма муравьёв и растений, в котором растение предлагает всё необходимое для муравьёв в обмен на защиту от травоядных животных и других фитофагов. Растения путём естественного отбора вырабатывают полезные для муравьёв свойства, например, полости, камеры для жилья муравьёв, особые образования, идущие в пищу муравьям. Муравьи, с своей стороны, берут на себя защиту от различных вредителей.

Подобные взаимодействия муравьёв и растений широко распространены географически, а также и во многих растительных сообществах и имеют, как было показано, важную роль в защите растений от травоядных (Schupp, Feener, 1991; Koptur 1992; Rico-Gray, García-Franco, et al., 1998, Oliveira, Freitas, 2004).

Существует много различных вариантов взаимоотношений между муравьями и растениями. Антагонистические – это такие отношения, при которых организмы двух видов подавляют друг друга или один из них подавляет другой без ущерба для себя. Мутуализм - широко распространённая форма взаимопользовательского сожительства, когда присутствие партнёра становится обязательным условием существования каждого из них. Преимущества, которые получает организм, вступающий в мутуалистические отношения, могут быть различны. Часто, по крайней мере, один из партнёров использует другого в качестве поставщика пищи, тогда как второй получает защиту от врагов или благоприятные для роста и размножения условия. Мутуализм между муравьями и растениями акациями может является обязательным для одного и другого. То есть это облигатный мутуализм. Существует немало примеров таких взаимоотношений. *Pseudomyrmex* и акация, *Cecropia* и *Azteca* и другие. Структура муравьиных сообществ и взаимодействий муравьёв и растений были изучены в различных средах обитания, и совершенно ясно, что имеются пространственные и временные изменения характеристик муравьиных сообществ. При временной характеристике изменения у муравьёв различные сезонные, суточные и годовые изменения взаимоотношений. При пространственной вариации у муравьёв возникают изменения в зависимости от широты и долготы. При широтном это изменение может быть результатом изменения плотности муравьёв, изобилия или морфологии. Не только широтные изменения влияют на схему распространения муравьёв и их взаимодействия. Обобщенная схема распределения

муравьёв указывает на то, что изобилие, богатство, и уровень активности различных муравьёв в тропических местообитаниях увеличивается в низменностях и до середины возвышенностей и резко снижается с высотой над уровнем моря. Но главное во взаимоотношениях между муравьями и растениями это тип взаимоотношений: мутуализм или антагонизм, какие муравьи и растения взаимодействуют и как это взаимодействия происходят.

Антагонистические взаимоотношения

В антагонистических взаимодействиях, приспособленность особей одного из взаимодействующих видов увеличивается, в то время как приспособленность особей другой из взаимодействующих видов уменьшается в результате взаимодействия. Антагонистические взаимодействия происходят между видами, потому что в живых организмах сосредоточена энергия и питательные вещества. В трофических взаимодействиях ресурсы ограничены в результате конкуренции (Thompson, 1982). Конкуренция - взаимоотношения организмов одного и того же или разных видов при сравнении, в ходе которых они соревнуются за одни и те же средства существования и условия размножения. Она является примером антагонистических отношений. Антагонистические взаимодействия можно разделить на три основных типа: паразитизм, хищничество и конкуренция. Муравьи при антагонистических отношениях могут быть или хищниками, или травоядными. Муравьи и растения связаны в основном в двух категориях антагонистических взаимодействий, а именно: листорезы и карпофаги (фитофаги). Муравьи карпофаги – это те муравьи, которые поедают семена и используют их в пищу. Кроме того, мы всегда должны учитывать, что есть ещё муравьи - жнецы у которых может быть двойная роль, выступая в качестве карпофагов, то есть потребителей семян и распространителей семян.

Муравьи-листорезы. Особую по питанию группу образуют муравьи-листорезы. Они отличающихся своим исключительным поведением срезания листьев. К этим муравьям принадлежит около 200 видов, относящихся к 11 родам.

Наиболее многочисленны листорезы в тропиках Нового Света. Основными родами являются *Atta* и *Acromyrmex* включает более 40 видов муравьёв, например, *Atta cephalotes*, *Atta colombica*, *Acromyrmex balzani*. У них есть особенность в строении, их тело покрыто шипами. Это самые высокоорганизованные листорезы. Муравьи-листорезы считаются

одними из наиболее эволюционно продвинутых организмов, которые наряду с людьми, термитами и короедами способны к сельскохозяйственной деятельности. Они строят очень большие муравейники. Эти муравьи вовсе не питаются листьями, как может показаться из названия. Муравьи-листорезы действительно срезают кусочки листьев острыми челюстями, но не съедают их, а разжёвывают и складывают их в своем муравейнике в рядки. На этом субстрате муравьи выращивают грибы. Эти грибы в основном принадлежат семейству базидиомицетов (Lepiotaceae) (Chapela et al., 1994, Hinkle et al., 1994, Mueller, Rehner, Schultz, 1998). Сначала муравьи разрезают листья на очень мелкие кусочки, диаметром 1—2 мм. Этим занимаются не фуражиры, а рабочие, постоянно находящиеся в гнезде. Такие кусочки муравьи разминают челюстями и смачивают капельками светлой фекальной жидкости из анального отверстия. Затем на каждый кусочек они помещают до 10 мелких частиц грибных нитей-гиф и засеянные грибницей кусочки складывают в общую пористую массу, находящуюся в специальных овальных гнездовых камерах. В удобренной листовой массе гифы быстро прорастают, и уже через сутки грибница покрывает всю её поверхность. Заготовкой листьев муравьи чаще всего занимаются по ночам, но многие виды активны и днём. Впрочем, и не сам по себе гриб, вырастающий на рядке, служит пищей муравьям. Они его подрезают и обгрызают у основания. Выступающие на этих срезах прозрачные капли служат питанием муравьёв. Со временем на этих местах образуются наплывы — затвердения. Вскоре они покрывают рядку густой щёткой прозрачных телец, богатых белком. Подобные тельца называют муравьиными «кольраби». Именно эти «кольраби» и есть главная пища листорезов, конечная цель культивации грибов в муравейнике у этих листорезов. Эти образования «муравьиные кольраби» диаметром всего 0,5 мм муравьи сгрызают и скармливают личинкам, сами же поглощают только жидкое содержимое стафил. Старые участки грибных садов, субстрат которых уже переработан грибом, рабочие выбрасывают из гнезда в «мусорные кучи». Грибные стафилы — единственная пища личинок листорезов. Взрослым муравьям, служит кормом ещё и сок, выделяющийся при разрезании и пережёвывании листьев. Содержащиеся в нём углеводы и другие вещества дают царице и рабочим более 90% необходимой для их жизнедеятельности энергии. Отношения между листорезами и их грибами носят характер взаимовыгодного симбиоза: оба партнера не могут существовать друг без друга. Крылатая самка листорезов, отправляясь в брачный полет, уносит в подротовой сумке комочек грибницы из

материнского гнезда. Построив норку в почве, она выплевывает этот комочек и удобряет его фекальной жидкостью. Так возникает зародыш тех грибных садов, которые в будущем обеспечат пищей новую колонию листорезов.

Фитофагия и карпофагия. Фитофагия - межвидовые отношения, при которых один вид (животное-фитофаг) живет за счет другого вида растения, используя его в пищу. К фитофагам относятся и муравьи карпофаги т.е. потребители семян растений. Например, муравьи *Myrmicinae* часто в добавку к животной пище потребляют семена. Даже представители рода *Brachyponera* (*Ponerinae*) - обитатели саванн, которые в основном хищники в период засухи собирают и запасают семена; многие из этих семян остаются несъеденными, и это способствует расселению соответствующих растений. Пищевой рацион *Atopomyrmex* (*Myrmicinae*), живущего в засушливых районах эфиопской области, состоит на 48% из животных и на 28% из семян и пади, выделяемой алейродидами; четвертую часть животной пищи составляют щитовки. Семена заменяют животную пищу и у *Tetramorium caespitum* в областях с умеренно теплым климатом. Рабочие особи собирают с земли или прямо из коробочек по одному мелкие семена вереска (*Calluna vulgaris*) и переносят их в верхние галереи своих гнезд, прежде чем раздробить их и съесть. Эти муравьи предпочитают семена *Calluna* более крупным семенам *Erica cinerea*, хотя биомасса последних вдвое больше; они собирают также семена злаков и хранят их до весны, а весной вырезают из семян зародыши и скармливают их своим личинкам. Несомненно, эта пища представляет собой ценный источник жира и белка и служит основной диетой для полового потомства, которому предстоит вылететь в июне. Два вида *Novomessor*, которых изучали в пустыне Чиуауа в Северной Америке, - факультативные карпофаги и хищники, тогда как два вида *Pogonomyrmex* в Калифорнии резко различаются между собой: обитатель горных районов *P. montanus* приносит в гнездо цветки, листья, смолу, насекомых, весной - экскременты позвоночных, а живущий на равнинах *P. rugosus* круглый год собирает почти одни лишь семена, причем главным образом семена *Erodium cicutarium*. Семена, конечно, не только богаты питательными веществами, необходимыми зародышу растения, а значит, ценными и для муравьев, но к тому же идеально приспособлены для запасаания: в сухом темном месте они могут храниться годами. В трибу *Myrmicini* входит много высокоспециализированных карпофагов (муравьев-жнецов), таких как *Messor* в Евразии и Африке и *Veromessor* в Америке. На юго-западе Франции виды *Messor* предпочитают собирать семена, а не охотиться, к охоте же

прибегают только при недостатке пищи; они собирают и поедают даже зеленые незрелые семена. муравьи *M. structor* потребляет семена злаков (особенно *Poa annua*) еще в мае, а муравьи *M. capitatus* — семена *Helianthemum*. Незрелые семена не могут храниться и должны быть съедены сразу, но позднее, когда семена созревают, муравьи сначала складывают их у входа в гнездо, а затем переносят в специальные зернохранилища. Сохранность запасов обеспечивается тем, что муравьи выбирают для постройки гнезд места с хорошо дренируемой почвой, устраивают большие, хорошо проветриваемые камеры, собирают семена в сухую погоду, а влажные семена сначала сушат на солнце; все семена, начинающие прорастать, отбрасываются. Муравьи предпочитают выедать зародыши растений, хотя это и не обязательный элемент процесса запасаания. *Messor galla* в африканской саванне в засушливый период собирает семена различных злаков, а в период дождей, вместо того чтобы охотиться на насекомых, собирает семена других растений, например, *Evolvulus* (Convolvulaceae): рабочие залезают на стебель и срезают цветоножки, получая в результате каждой такой операции до 1455 семян. Этот вид иногда поедает термитов. Муравьи *Messor arenarius* питаются главным образом злаком *Aristida pungens*, весьма обычным в местах расположения их гнезд. Взбираясь вверх по стеблю, они срезают соцветия сначала у ближайших растений, но затем отходят на расстояние примерно до 20 м; срезанные соцветия муравьи складывают в кучки на земле. В мае они собирают зерна с поверхности земли, из углублений, куда их сносит ветром. Этот вид поедает также насекомых, главным образом термитов, и трупы мелких животных. Пища муравьев *Veromessor pergandei* в Калифорнийской пустыне на 93% состоит из семян, принадлежащих более чем 12 видам растений. Муравьи разгрызают коробочки, когда семена еще не созрели, и лишь позднее собирают выпавшие семена с земли. Если семян много, они отдают предпочтение семенам *Oenothera*, *Malvastrum* и *Mentzelia*; последние настолько привлекают муравьев, что те выстраиваются у коробочек в очередь. После продолжительной засухи *V. pergandei* готовы собирать семена *Pectocarya* и *Plantago*, а также всевозможные несъедобные объекты. Семена и мякина беспорядочно сваливаются в поверхностных камерах для последующей очистки; затем муравьи переносят семена в нижние галереи, а мякину выбрасывают. Благодаря этому *V. pergandei* могут просуществовать несколько лет, даже если однолетние растения не прорастают из-за слишком сухой погоды. Так как муравьи собирают и поедают значительную часть семян, то возникает вопрос: в какой мере мутуалистичны их взаимоотношения с растениями?

Имеет ли смысл для растения жертвовать какой-то долей семян ради того, чтобы увеличить распространение остальных семян? Один из способов выяснить это состоит в том, чтобы поместить семя в ткань какого-либо плода, который едят муравьи и осы, или приклеить к нему присеменник, содержащий привлекательные для насекомых жиры. Хотя обитающий в областях с более умеренным климатом муравей *Myrmica* не потребляет жиров, других представителей того же подсемейства они привлекают. Например, огненный муравей (*Solenopsis invicta*), теперь обитающий в Северной Америке от Южной Каролины до Техаса, хотя он в основном ест различных мелких беспозвоночных, охотно поедает соевое масло, а также углеводы или белок соевых бобов; более того, он, подобно *Tetramorium caespitum*, использует жиры, запасенные в зобу маток, для снабжения энергией новых семей; эти жиры постепенно переходят в фарингеальную железу и перевариваются, так как это не слюнная железа, а, в сущности, один из слепых выростов кишечника. Две растворенные в этих жирах кислоты - линолевая и линоленовая - играют роль вкусовых добавок. Известны сотни видов растений, обладающих специфическими ростовыми структурами, которые привлекают муравьев, и это, в свою очередь, может быть выгодно хозяевам. В частности, муравьи, поселяющиеся в раздутых основаниях шипов акаций и питающиеся на листьях, защищают растения от фитофагов, а также обгрызают соседние растения, облегчая акациям доступ к свету. Исследования последних лет показали, что конкуренция между муравьями *Crematogaster mimosae*, *C. sjostedti*, *C. nigripes* и *Tetraponera penzigi* за подходящие экземпляры акации *Acacia drepanolobium* может привести к последствиям, нежелательным для растений-хозяев. Так, *C. nigripes* регулярно обрезают крону дерева, откусывая пазушные почки; потенциал роста и размножения растений при этом резко уменьшается. Когда половину деревьев изолировали от муравьев, их рост стал интенсивнее. Остальные три вида муравьев такого влияния на рост акаций не оказали, но они постоянно пытались занять деревья, оккупированные *C. nigripes*, выгоняя рабочих муравьев и выбрасывая расплод из гнезд.

Анализ частоты конфликтов в зависимости от высоты деревьев и числа вторичных разветвлений показал, что активное воздействие *C. nigripes* на геометрию крон предохраняет их от конкурентных столкновений с другими видами муравьев, но ставит хозяев на грань выживания. Этот пример иллюстрирует неустойчивость данного партнерства: "качели" мутуализма сместились в сторону формирования паразитических отношений, то есть один из симбионтов "пожертвовал" интересами другого.

Мутуализм и антогонизм

Межвидовые взаимодействия основаны на системе затрат и выгод, где-то есть польза, а где-то есть вред и соответственно есть затраты и выгоды и от этого зависят взаимодействия (e.g., Willmer and Stone 1997; Bronstein 1994a). Антагонистические и мутуалистических взаимодействия связаны во многих отношениях. Это может произойти даже в том, что в течение эволюционного времени определенные антагонистические взаимодействия обнаруживают сдвиг в результатах так, что взаимодействующие виды имеют выгоду от взаимодействия. Изменение результата от антагонизма к мутуализму, имеются во взаимодействиях, которые неизбежны в жизни отдельных людей и может иметь их эволюционное происхождение в защитных реакциях видов (Thompson 1982). Есть эффект мутуализма, но также есть и негативный эффект. Муравьи и растения участвуют в двух взаимодействиях такого рода: распространение семян и опыление.

Распространение семян муравьями, муравьи жнецы. Распространение семян представляет собой процесс, который имеет как экологический смысл, потому что перенос семян влияет на динамику и сохранение популяций, распределение и численность видов, а также на структуру сообщества, и является ключевым процессом определения пространственной структуры популяций растений, так и эволюционный, поскольку рассеивание семян определяет уровень потока генов между популяциями и влияет на процессы адаптации к местным условиям, видообразования и эволюции истории жизни (Beattie 1978; Peakall and Beattie 1995; Dieckmann, O'Hara, and Welsser 1999; Kalisz et al. 1999; Nathan and Muller-Landau 2000). Виды растений, у которых муравьи распространяют семена называются мирмекохорные. В мире насчитывается около 3000 видов мирмекохорных растений (около 1 % флоры) и более чем 90 родов муравьёв приспособлены для распространения семян. Многие виды в четырёх подсемействах муравьёв (Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae, и Dolichoderinae) распространяют семена. В Европе более 275 таких видов. Привлекательными для муравьёв семена таких растений становятся благодаря эласмосомам (элайосомы, питательные придатки, ариллоиды). Их очень много в природе. В европейской флоре, например, более 800 видов мирмекохоров. Это самые обычные растения — фиалки, осоки, марьянники, васильки, ветреницы, вероники, лапчатки, копытень и др. На рисунке 4 изображены некоторые из мирмекохорных растений Европы.



Viola odorata



Asarum europaeum



Ranunculus cassubicus

Рис. 1. Мирмекохорные виды растений в Европе (фотографии с сайтов: wikipedia.org/wiki/Список_мирмекохорных_растений_Европы)

Роль муравьев в распространении их семян велика. Часто семена прорастают прямо в муравейнике, что дает молодому растению большие преимущества, ведь почва там богата питательными веществами, накапливающимися при разложении остатков пищи муравьев. И еще одно преимущество мирмекохории: пребывание в муравейнике повышает всхожесть семян. Вероятно, муравьи стимулируют прорастание семян, обгрызая присемянники. В ряде случаев растения без муравьев вообще не могут нормально размножаться. Например, фиалка душистая (*Viola odorata*), распространяются исключительно муравьями. В южной Африке семена растений уникального семейства протейных прорастают только в подземных гнездовых камерах муравьев. Наряду с муравьями, объедающими только присемянники, существуют виды, регулярно питающиеся семенами, запасающие их в своих гнездах. Среди зерноядных муравьев много таких, для которых семена не составляют основу питания, а занимают в нем лишь большую или меньшую часть в зависимости от вида и условий его обитания. Это виды родов *Monomorium*, *Tetramorium*, *Pheidole*, *Solenopsis*. Они могут отлично жить, совсем не получая семян, на животной пище. Но при удобном случае всегда собирают семена. Муравьи лишь нескольких родов настолько приспособились к питанию семенами, что не могут без них обойтись. Именно их обычно называют муравьями-жнецами. В Европе, Азии и Африке они представлены родом *Messor*, в Америке родами *Pogonomyrmex* и *Veromessor*, в Австралии — подродом *Monomorium* (*Chelaner*). Интересно, что муравьи-жнецы и вообще зерноядные муравьи приурочены в основном к аридным районам Земли. Эта экологическая группа муравьев характерна для пустынь, сухих степей, саванн и прерий. Жнецы строят обширные почвенные гнезда, открывающиеся наружу кратерами. Глубокие до 10 м ходы обычно идут до водоносных горизонтов, так что муравьи

обеспечены водой даже в сухой сезон. Они появляются из гнезд и собирают семена весной и в начале лета, когда плодоносят травянистые растения пустыни. Пока семян вокруг нет, гнезда жнецов закрыты и муравьи их не покидают, питаются своими запасами. В районах, где дожди идут и осенью, жнецы бывают активны и в это время. В менее засушливых областях жнецы собирают семена весь теплый период года. Помимо семян жнецы могут питаться и животной пищей, но она занимает в их рационе очень небольшое место. Предпочтение они отдают мертвым насекомым и на живых охотятся редко. Запасы семян жнецы хранят в подземных камерах гнезда. В крупном гнезде осенью можно иногда найти до 1—2 кг семян, но у большинства видов их значительно меньше. Эти запасы позволяют муравьям начинать выкармливание расплода уже ранней весной, когда в природе семян еще нет. Питание семенами требует от муравьев специальных приспособлений. В их слюне преобладают ферменты амилазы, расщепляющие крахмал. Перед употреблением в пищу жнецы тщательно пережевывают зерна, размалывают их в тонкую муку. Этим занимаются в основном самые крупные рабочие. Размалывание семян — тяжёлая работа, поэтому у жнецов очень мощные жевательные мышцы в голове и более крупная по сравнению с другими муравьями голова. Жнецы умело используют при приготовлении пищи биологические свойства семян: когда семена набухают во влажных гнездовых камерах, в них выделяются амилазы, превращающие крахмал в сахар, что облегчает муравьям переваривание корма и уменьшает затраты собственных ферментов. Жнецы не допускают при этом прорастания набухших семян, обгрызая точку роста. Если же семена не идут в пищу немедленно, то муравьи хранят их в сухих камерах, а отсыревшие зерна просушивают на солнце. Пережеванные и смоченные слюной семена превращаются в так называемую “жвачку” — мягкую массу белого или кремового цвета. Её скармливают личинкам. Взрослые муравьи поглощают эту массу в еще более разжиженном виде.

Опыление муравьями. Эволюция взаимодействий между растениями и их опылителями предоставляет некоторые из наиболее ярких примеров изменения в исходе взаимодействия от антагонистических к мутуалистическим (Thompson, 1982). Раннее насекомые опылители покрытосеменных питаются пыльцой, яйцеклетками, семенами и частями цветка (Thien, 1980; Thien et al., 1985, 1998; Pellmyr, Thien, 1986). Подавляющее большинство этих взаимодействий были вредны для растений, и закрытые плодолистики покрытосеменных, вероятно, были защищены от этих посетителей цветков (Mulcahy, 1979). Тем не менее, эти антагонистические взаимодействия послужили основой, на

которой мог бы действовать отбор, потому что некоторые посетители цветка были менее вредными для цветков растений, чем другие, а для некоторых растений обладавшие характерными цветочными чертами это было выгодно. Nickman (1974) предложил муравьиное опыление как низкоэнергетическую систему и описал десять черт, которые позволили бы предиктивных выводов, касающихся опылению муравьями:

1. Растения должны жить в жарких и сухих местообитаниях, где у муравьёв активность и частота высоки.
2. Нектарники должны быть легко доступными для малых насекомых с коротким языком.
3. Растения должны быть короткими и цветы должны быть близко к земле.
4. Популяции должны быть плотными или устойчивыми и должны содержать несколько видов.
5. Синхронно цветущие цветы должны быть несколько на одно растение, так как наличие многих привлекательных цветов будет максимизировать внутри растения нежели чем среди растения фуражировать и транспортировать пыльцу.
6. Если растения прямостоячие, то цветы должны быть сидячие.
7. Объем Пыльцы на цветок должен быть маленьким, чтобы избежать стимуляции собственного ухода.
8. Семен должно быть несколько на цветок, так как каждое семя требует, по крайней мере, одну пересадку пыльцы.
9. Цветы должны быть небольшими и минимальной визуальной привлекательности.
10. Количество нектара должно быть достаточно мало, чтобы поддерживать муравьев, препятствуя посещению насекомым.

Муравьи опыляют цветы и переносят пыльцу подобно крылатым насекомым. Существует много примеров опыления цветов муравьями. Например, *Polygonum cascadenae* (*Polygonaceae*) - однолетнее растение в Соединенных Штатах, регулярно перекрестно опыляются рабочими муравьями *Formica Argentea*, на которых они питаются нектаром. Муравьи переносят клейкую пыльцу с одного цветка на другой. Пыльца разносится на ротовых частях головы, но иногда зёрна придерживаются антеннами и ногами. *Microtis parviflora* (*Orchidaceae*) эффективно опыляются нелетающими рабочими муравьями этого вида *Iridomyrmex Gracilis* в Австралии (Peakall and Beattie 1989).

Протокооперация - обоюдовыгодное сожительство двух разных видов, не являющееся обязательным для одного или обоих видов. Протокооперативными являются отношения между многими цветковыми растениями и животными-опылителями. Животные получают от растений пищу и одновременно выполняют перекрестное опыление. Большинство опылителей не являются специализированными видами и способны опылять довольно большой спектр видов цветковых. Некоторые растения, например, клевер или львиный зев, приспособлены к опылению только шмелями, которые, в принципе, не являются их специализированными опылителями. Но строение цветков этих растений не позволяет другим насекомым, кроме шмелей, опылять их.

Прямые взаимодействия

Хотя происхождение некоторых мутуалистических отношений таких как например, опыление и распространение семян в основном включает в себя изменение в результатах взаимодействия от антагонизма к мутуализму, другие мутуалистические отношения построены на взаимодействии с участием, по крайней мере антагонистическую пару растений и мутуалистическую пару видов. Большинство исследований, однако, считают непосредственно взаимодействие между двумя видами, даже несмотря на то, что эволюционная единица мутуализма включает в себя по меньшей мере три вида, таким образом, что подчеркивает эволюционные взаимоотношения между антагонизмом и мутуализмом (Thompson 1982). Это тот случай, для двух широких классов муравей-растительных взаимодействий: прямое, в котором растения обеспечивают массив ресурсов и непрямое, в котором растения дают насекомым ресурсы для производства. Большинство прямых взаимодействий муравьёв и растений основаны на массиве ресурсов, предоставляемых в качестве награды от растения. Это разные пищевые ресурсы, таких как экстрафлорные нектарники, тельца белята и разнообразие пищевых органов в обмен на защиту от травоядных (e.g., Koptur 1984; Rico-Gray and Thien 1989). Есть разные виды муравьёв и растений, которые так взаимодействуют. Например, во влажных тропиках Юго-Восточной Азии растёт более 23 видов деревьев рода *Macaranga*, они являются мирмекофитными с муравьями рода *Crematogaster*. Виды растений рода *Piper*, растущие в тропических лесах Коста-Рики связаны с муравьями рода *Pheidole* (Risch et al. 1977). Эти муравьи живут в полостях деревьев рода *Piper* и питаются богатыми липидами телами, производимых растением внутри черешковых полостей. Некоторые виды

цекропии (*Cecropia*), являются мирмекофитными. Например, *Cecropia peltata* (Цекропия щитовидная), вечнозелёные, двудомные деревья с прямостоячим полым стволом высотой до 15 метров (в отдельных случаях растение может достигать 25 метров в высоту) и с кроной зонтиковидной формы, растёт в тропических районах Америки от районов южной Мексики через всю Центральную Америку до северных регионов Южной Америки, встречается на островах Тринидад и Тобаго, на Ямайке. Это растение относится к числу мирмекофилов. Муравьи часто расселяются в полостях ветвей и стволов растения, и при этом питаются соком и мягкими тканями растения, но муравьи взамен обеспечивают защиту растения от вредителей.

Взаимоотношение Pseudomyrmecinae с акациями. Pseudomyrmecinae — подсемейство специализированных древесных мелких тропических муравьёв (Formicidae). Всего около 300 видов. Группа специализированных древесных муравьёв с крупными глазами и сильным жалом, узкотелых и с короткими ногами. Живут в симбиотических отношениях с мирмекофитными растениями, например, с родом *Acacia*. Род акации состоит из приблизительно 1500 видов кустарников и деревьев по всему миру, но акации с муравьями развивались отдельно в тропиках Америки и Африки (Keeler 1989). Семейство Pseudomyrmecinae включает 3 рода: *Myrcidris*, *Pseudomyrmex*, *Tetraponera*.



Myrcidris



Pseudomyrmex



Tetraponera

Рис. 2. Роды подсемейства Pseudomyrmecinae (фотографии с сайтов: wikipedia.org/wiki/Tetraponera, wikipedia.org/wiki/Pseudomyrmecinae)

Наиболее известным и наиболее широко используемым примером мутуализма муравьёв и растений, в котором растения предлагает пищевые ресурсы, но в то же время муравьи защищают растения, это ассоциация акация и псевдомирмекс. Муравьи *Pseudomyrmex* имеют относительно крупные глаза и сильное жало. Живут в полостях живых деревьев и кустарников акаций (*Acacia*) с которыми находятся во взаимовыгодных отношениях. Это муравьи мирмекофиты. Различные виды псевдомирмексов могут жить в различных растениях. Например, вид *Pseudomyrmex simplex* — муравей мелкого размера муравьи

желтовато-оранжевого цвета живёт в полостях живых деревьев и кустарников различных растений рода *Baccharis halimifolia*, *Cladium jamaicense*, *Laguncularia racemosa*, *Metopium toxiferum*, *Nectandra coriacea*; *Carya floridana*, *Swietenia mahagoni*, *Anacardium*, *Ardisia revoluta*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Gliricidia sepium*, *Hibiscus tiliaceus*, *Terminalia catappa*, с которыми находятся во взаимовыгодных отношениях. Похожие на этот вид *Pseudomyrmex simplex* виды *Pseudomyrmex seminole* живут в полостях живых и мёртвых деревьев и кустарников *Ambrosia artemisiifolia*, *Andropogon*, *Bidens*, *Cladium jamaicense*, *Uniola paniculata*, *Callicarba*, *Baccharis*, *Heterotheca subaxillaris*, *Iva ciliata*, *Melia azedarach*, *Prunus*, *Ptelea trifoliata*, *Uniola paniculata*, *Gossypium thurberi*, *Quercus emoryi*, *Q. oblongifolia*, *Acacia greggii*, *Hyptis emoryi* с которыми также находятся во взаимовыгодных отношениях. *Pseudomyrmex seminole* живут в полостях живых деревьев и кустарников *Andropogon*, *Heterotheca subaxillaris*, *Uniola paniculata*. Получается так, что один вид муравьёв может жить в разных растениях и на одном растении могут жить разные виды муравьёв. Муравьи могут быть генералистами, т.е. способны заселять естественные и искусственные полости разнообразных видов растений, но не проявляют четкой приуроченности к конкретному виду или группе растений. Есть также виды специалисты, которые специализируются на одном растении или на одной группе растений. Стоит отметить, что экологические ниши у генералистов значительно шире. Как правило, численность особей видов-генералистов выше, чем у специалистов, и они встречаются в большем числе местообитаний, чем специалисты. На одной акации могут жить несколько видов муравьёв, а может только один, если один вид, то это одновидовая ассоциация. Многовидовые ассоциации муравьёв, заселяющих акации, могут возникать либо в условиях отсутствия облигатного вида-доминанта, либо в присутствии такого доминанта, но при наличии не контролируемой зоны. Живут муравьи на акациях целыми колониями. Эти колонии *Pseudomyrmex* может содержать более 30000 муравьёв, до 1.8-3.6 миллиона рабочих у некоторых видов, кроме того могут распространяться на несколько деревьев, которую муравьи одной длинной колонией пересекают землю (Janzen 1973b). Муравьи, живущие в акациях, охраняют эти растения ради питательных телец Бельта, которые названы в честь натуралиста Томаса Бельта. Это отростки на концах листьев тропических видов акаций. Питаются псевдомирмексы преимущественно пищей, предоставляемой им акацией. На концах листочков акации вырастают маленькие овальные образования — так называемые тельца Бельта. Они богаты питательными

веществами и служат главным кормом муравьям и их личинкам. Кроме того, в основании сложных листьев акации расположены внецветковые, экстрафлоральные нектарники, которые располагающиеся за пределами цветка на цветоножках, прилистниках, стеблях, листьях. Из них муравьи получают необходимые им сахара. Значит, акация предлагает муравьям, как говорится, «и стол, и дом». Но и они не остаются в долгу — защищают свое дерево от всевозможных врагов. Рабочие муравьи патрулируют дерево 24 часа в сутки, чтобы охранять колонии от хищников и для поиска пищи. Муравьи нападают на любое насекомое, появившееся на ветвях акации, и прогоняют или убивают его, яростно впиваются в губы и язык позвоночных животных, пытающихся объедать ее листья. Они оберегают свою акацию даже от растений-конкурентов. Если ветка соседнего дерева прикоснется к населенной муравьями акации, то они злобно набрасываются на нее, обгрызают листья и ветка постепенно засыхает. Понятно, что охраняемые муравьями акации получают большое преимущество в борьбе за существование. Замечено, что если молодую акацию почему-либо не заселили псевдомирмексы, то она вскоре погибает. Выживают только акации с муравьями. Виды псевдомирмексов, связанные с акациями, также не могут существовать в иных условиях. Понятно, что охраняемые муравьями акации получают большое преимущество в борьбе за существование. Среди тропических акаций, произрастающих в Африке и Южной Америке, есть ряд видов, отличающихся крупными рогообразными и полыми внутри шипами. В таких шипах обитают очень агрессивные и больно жалящие муравьи; в Африке это виды рода *Tetraponera*, а в Америке — рода псевдомирмекс. Род муравьев *Tetraponera* находится в семействе *Formicidae* имеет около 100 видов, как и *pseudomyrmex* и тоже обитают в деревьях в симбиотических отношениях. Они живут подобно *pseudomyrmex*, обеспечивая защиту для своих растений-хозяев через агрессию к другим насекомым и защищают от соседних растений. У них есть сложные химические сигнальные системы позволяют *Tetraponera* быстро превосходить численностью и пересиливать любых захватчиков. Так же как нападая и убивая насекомых, которые нападают на их растение-хозяина, *Tetraponera* нападет на любых млекопитающих, которые также представляют угрозу. *Tetraponera* обычно находятся в более тёплых областях Африки, Азии и Австралии. Различные разновидности *Tetraponera* связаны с различными видами растений. Наиболее распространённые мирмекофиты для *Tetraponera* это растения акации, но есть большое разнообразие хозяев к этому роду включая бамбук и лианы.

Взаимоотношения *Cecropia* и *Azteca*.

Cecropia - это род растений семейства *Moraceae* распространённых главным образом во влажных тропических лесах Центральной и Южной Америки. Некоторым видам свойственна мирмекофилия. Род Цекропия включает до 70 видов. Один из видов *Cecropia adenops* – Вечнозелёное дерево, раздельнополое распространена в странах: Парагвай, Бразилия, Боливия. Растёт она возле берегов рек, ручьёв, вблизи водопадов, вообще в сырых местах. Высота дерева меняется быстро, примерно за 4—5 лет достигая 10—12-метровой высоты, однако так быстро растут недолго примерно 8—12 лет, высота их при этом составляет 16—24 м. У цекропии крупные пальцеобразные листья своей светлой стороной кверху, серебристой снизу. Плоды богаты сахаром, вкусны, как и все плоды *Moraceae*, они привлекают к себе много различных животных и муравьёв. У этих деревьев на молодых ещё зелёных междоузлиях ясно видны продолговатые углубления или ямочки, которые у совсем молодых деревьев представляют небольшую бороздку. Эта ямка и есть путь, через которые муравьи проникают в полость ствола цекропии.



Рис. 3. Цекропия (*Cecropia*) (фотография с сайта: <http://biofile.ru/bio/4113.html>)

Виды муравьёв рода *Azteca*, подсемейства *Dolichoderinae* живут на быстрорастущей цекропией в открытых, солнечных условиях (Janzen 1969a; De Andrade and Carauta 1982; Schupp 1986; Longino 1991). *Azteca* прогрызают утолщённую стенку в область ямки и проходит внутрь. Полости, ближайšie к верхушке роста ветвей, заполнены целиком рыхлой тканью; в следующих камерах рыхлая ткань расходится и даёт начало полостям, которые быстро увеличиваются в размерах. Эти ямки образовывались в результате приспособления к сожительству с полезными для дерева муравьями. Процесс заселения *Cecropia adenops* муравьями *Azteca* происходит, на основании наблюдений следующим образом. Оплодотворённая крылатая самка прилетает к молодой цекропии, прогрызает себе проход в одну из самых верхних камер, часто ещё не заполненных мякотью рыхлой ткани, затем она теряет крылья, прочищает себе место и начинает откладывать яйца, их бывает обычно от 50 до 70. Из яиц развиваются куколки, превращаются в бесполок рабочих, крылатых самок и самцов. Самка-основательница заботится о питании молоди, в пищу для них идёт поверхность рыхлой ткани, выстилающей полость. Рост колонии происходит за счёт питания из дерева. Выросшие первые рабочие принимают на себя заботу о дальнейшей жизни колонии. В случае переполнения одной камеры, муравьи перегрызают перегородку и переселяются в соседнюю. Нередко на цекропии имеется входное отверстие и заселено от 5 до 7 камер; сообщение между камерами происходит через прогрызенные отверстия перегородок. Расселение одной или нескольких колоний распространяется по всему дереву. Почти все цекропии большие и малые заселены *Azteca*. Заселению подвергаются все молодые цекропии, достигшие в высоту 2-3 метров. До этого все молодые цекропии всегда свободны от муравьёв. Редко бывает так, что цекропия высотой в 5-6 м не занята муравьями *Azteca*. Муравьи более активны ночью, чем днём, когда они большей частью сидят в своих камерах. Питаются они мягкой рыхлой тканью поверхности внутренних стенок камер и веществом перегородок между полостями. Самка-основательница забирается в самую молодую и богатую мякотью полость деревца, особыми образованиями у основания черешка листьев цекропии, так называемые мюллеровские тельца, они идут в пищу муравьям. Муравьи *Azteca* могут добывать пищу и из других источников. Взаимоотношения *Cecropia* и муравьи *Azteca*, относят обычно к симбиотическим. Польза, извлекаемая из них муравьями, очевидна: они получают от цекропии жилище и питание. Более дискуссионен вопрос, насколько полезны для цекропии муравьи. Многие исследователи большое значение придают защитной роли

муравьев: они очень агрессивны и защищают растение от нападения других насекомых, особенно от муравьев-листорезов из рода *Atta*. *Azteca* также предохраняют цекропию от обрастания травянистыми и древесными лианами, откусывая верхушки побегов лиановидных растений, как только те коснутся её ствола или ветвей. Муравьи *Azteca* постоянно патрулируют ствол “муравьиного дерева” и перегрызают любые ползучие растения, причиняющие вред Цекропии. Однако, несмотря на многообразие защитных действий муравьёв, деревья, заселенные муравьями, выглядят обычно не лучше, чем без муравьёв. Наблюдения в природе позволили некоторым исследователям рассматривать отношения между цекропией и муравьями-ацтеками как полупаразитические. Сторонники этого мнения указывают на возможную в прошлом связь между *Cecropia* и муравьями-листорезами. При этом предполагается, что заболоченные участки были исконными местообитаниями цекропии, чем и объясняется способность её к развитию ходульных корней. В таких условиях живут и некоторые виды муравьев-листорезов; их жилища, находящиеся в поверхностных слоях почвы, при резком повышении уровня воды затопляются, и муравьи вынуждены перебираться на более высокие места и иногда искать убежища в полых стеблях растений. Таким убежищем могла стать для них и цекропия. Если это предположение верно, то развитие цекропией мюллеровских телец, вероятно, было единственным средством спасти крону от листорезов. Характерно также, что муравьи-листорезы, активно запасаящие кусочки листьев, сами эти листья не едят, а лишь используют как субстрат для разведения грибов. Конидиями этих грибов они и питаются, т. е. живут на гликогеновой диете, поскольку основным запасным углеводом грибов является гликоген. Сопоставив это с образованием гликогена и в мюллеровских тельцах цекропии, получаем ещё одно косвенное подтверждение связи в прошлом цекропии с муравьями-листорезами. Подтверждает это и расположение мюллеровских телец в основании листовых черешков: муравьи-листорезы, пробирающиеся к листу, неизменно наталкиваются на “столовую” — мюллеровские тельца. Какие муравьи послужили стимулом образования мюллеровских телец, остается до конца не выясненным, но сам по себе факт развития цекропией секреторных органов, продуцирующих пищу для муравьев, замечателен, и особенно удивительно, что растение для насекомых вырабатывает гликоген — несвойственное высшим растительным организмам запасное вещество. Было установлено, что населённые муравьями и образуют мюллеровские тельца обычно лишь цекропии, развивающиеся на влажных или

заболоченных низменностях Южной и Центральной Америки. На более сухих местах, в горах и на многих островах цекропии, как правило, живут без муравьев и не вырабатывают мюллеровские тельца.

Морфологические, экологические, этологические и другие адаптивные приспособления к симбиотическим отношениям с растениями у муравьев

Биологическая адаптация - приспособление организма к внешним условиям в процессе эволюции, включая морфофизиологическую и поведенческую составляющие. Адаптация может обеспечивать выживаемость в условиях конкретного местообитания, устойчивость к воздействию факторов абиотического и биологического характера, а также успех в конкуренции с другими видами, популяциями, особями. Каждый вид имеет собственную способность к адаптации, ограниченную физиологией, то есть индивидуальная адаптация, пределами проявления материнского эффекта и модификаций, эпигенетическим разнообразием, внутривидовой изменчивостью, мутационными возможностями, коадаптационными характеристиками внутренних органов и другими видовыми особенностями. Растения и животные адаптируются к условиям обитания с помощью генетических механизмов, а также посредством более гибких физиологических, поведенческих и эмбриональных механизмов. При адаптации организмы регулируют свою жизнедеятельность в соответствии с происходящими вариациями параметров внешнего окружения. Приспособления организмов к среде носят название адаптации. Способность к адаптациям - одно из основных свойств жизни вообще, так как обеспечивает саму возможность её существования, возможность организмов выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных условиях: от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем, то есть от простых до более сложных систем в экологии. Адаптации возникают и изменяются в ходе эволюции видов. У многих муравьев в ходе эволюции сформировались формы поведения, очень похожие внешне на некоторые занятия цивилизованного человека. Например, муравьи подсемейства *Myrmicinae* выращивают грибы на растительном субстрате и поедают нарастающие зачатки их плодовых тел, богатые питательными веществами. Все эти муравьи близко родственны друг другу и образуют одну трибу *Attini*, которая распространена только в Новом Свете,

между 44° ю. ш. и 40°с. ш. Самые ранние формы, вероятно, питались дрожжами, которых они подкармливали экскрементами гусениц; *Cyphomyrmex* - маленький муравей, образующий небольшие семьи, делает это до сих пор. Позднее место дрожжей заняли биохимически более ценные мицелиальные грибы, и муравьи начали собирать растительные остатки, листья и цветки, которые эти грибы перерабатывают; в наше время *Trachymyrmex smithi* собирает листочки эфедры (*Prosopis*) в пустыне Чиуауа, цветки *Nama* и семена бобовых растений; в более позднее время года он использует почки *Eriogonum trichopes*. Наиболее эволюционно продвинутый род - *Atta*. Количество рабочих особей разной величины в каждой семье этого муравья исчисляется миллионами, а различные виды распространены от зоны пустынь до влажных тропических лесов. Муравьи *Atta* кормит выращиваемый ими гриб, специально срезая для него свежие листья, цветки и плоды, а также используя другие растительные материалы; предполагается, что это базидиомицет, сходный с тем, который выращивают термиты. Этот гриб образует "стафилы", представляющие собой скопления питательных веществ. Когда в гнездо поступают свежие листья, рабочие сначала перетирают и разжевывают их, чтобы удалить покрывающий их слой воска, который обладает антибиотическими свойствами, что позволяет гифам гриба прорасти в полученную массу; одновременно рабочие извлекают из листьев жиры, служащие источником энергии для них самих. К этому субстрату рабочие добавляют свои экскременты, которые содержат азотистые отходы метаболизма и, как это ни удивительно, некоторые ферменты гриба - протеиназу и хитиназу, которые вместе с целлюлазой гриба способны разлагать пектин, белок, целлюлозу, крахмал, ксилан, хитин и сложные эфиры. Рабочие могут собирать слюну личинок, богатую протеиназой, а также снабжать ею гриб. Так или иначе, образуемые грибом стафилы пережевываются рабочими, которые извлекают из них сок, содержащий углеводы, главным образом трегалозу и маннитол, но полисахаридов в нём не обнаружено. Сам по себе этот сок недостаточно богат энергией, но служит добавкой к жирам, которые рабочие выдавливают из свежих листьев. Остаток, содержащий белки и аминокислоты, получают личинки, для которых он служит хорошей и достаточной пищей. Грибные сады *Attini* могут быть подвержены заражению "сорными" грибами и бактериями; для борьбы с ними рабочие регулярно вылизывают все поверхности гнездовой камеры, а возможно, также выделяют из своих метаплевральных желез такие антибиотические вещества, как фенилуксусная кислота и стеариновая кислота. Они выделяют, кроме того, гетероауксин,

способствующий росту гриба. Самое резкое различие помимо типа выращиваемого гриба - между *Attini* и *Macrotermitinae* состоит в том, что первые используют свежие, нередко зелёные, растительные ткани, а вторые сухие, мёртвые, деревянистые или волокнистые ткани. Живое растение богаче белками и минеральными веществами, чем мёртвые ткани, используемые термитами: например, сухие листья берёзы содержат только 35% белка, 53% фосфора и 44% калия, имеющихся в свежих зелёных листьях; соответствующие цифры для дубовых листьев - 31, 75 и 78%. Гриб, культивируемый термитами, разрушает лигнин и освобождает связанную целлюлозу, которую он переваривает и превращает в различные сахара, быть может синтезируя затем из них гликоген. Гриб, выращиваемый муравьями, переваривает белок, содержащийся в свежей, освобождённой от жиров листовой пульпе, а затем муравьи объедают нарастающие плодовые тела этих грибов, получая из них углеводы и белки, которые перевариваются гораздо легче, чем исходные вещества, особенно их основными потребителями - личинками. По-видимому, у муравьев гораздо большую роль играет обмен ферментами, но это ещё твердо не установлено. Сырьё для устройства грибных камер муравьи сначала собирают беспорядочно, срезая по листку то здесь, то там, но после того, как они облюбуют себе определенное место, кусты и деревья вскоре совершенно оголяются. *Atta cephalotes* в дождевом лесу Гайаны собирает листья с деревьев 61 вида, но предпочитает *Terminalia amazonica* (11%) и *Emmotum fagifolium* (10%), избегая объедать самое распространенное местное дерево *Marlierea montana*. Высказывалось мнение, что деревья защищают себя от нападения муравьев-листорезов при помощи таннинов, содержащихся в старых листьях, или клейкого латекса. Тем не менее *A. mexicana* в пустыне Сонора срезает листья и цветки с креозотового куста (*Larrea tridentata*); насекомые обычно избегают кормиться на этом растении с резким запахом, и если муравьи его используют, то, по-видимому, их симбионты - грибы быстро разрушают креозот. В процессе эволюции изменялась так же и морфология муравьёв. Характерный пример медовые муравьи (*Camponotus inflatus*). Они достигают больших размеров за счет своего брюшка-резервуара. Порой они могут достигать размеров с крупную смородину. Муравьи наполняют своё брюшко пищей до такой степени, что начинают превышать размеры обычных собратьев-работяг в 3-4 раза. Из-за этого они теряют способность к самостоятельному передвижению.

Материал и методы

В качестве объектов данного исследования нами были выбраны муравьи рода *Pseudomyrmex* и акации. Эти муравьи и акации распространены в различных странах Центральной и Южной Америки: Гватемала, Мексика, Бразилия, Коста-Рика и др. Этот материал собирал Дубовиков Д. А. в период с 2012 по 2014 год в 10 различных штатах Мексики: Queretaro (Керетаро), Chiapas (Чьяпас), Tamaulipas (Тамаулипас), Jalisco (Халиско), Veracruz (Веракрус), Coahuila (Коауила), Oaxaca (Оахака), Colima (Колима), San Luis Potosi (Сан — Луис-Потоси), Distrito Federal – (Федеральный округ). Эти места сбора находятся на разных высотах над уровнем моря, в разных климатических условиях, и соответственно в различных биотопах. В каждом из этих штатов была одна или несколько точек сбора муравьёв. Климат там тропический и субтропический, количество осадков от умеренного до большого, средняя температура января примерно от +10 до +20°C, средняя температура июля примерно от +20 до +29°C. На рисунке 7 указаны места сбора.



Рис. 4. Места сбора материала

Муравьи рода *Pseudomyrmex* были смонтированы и определены. Для определения муравьёв были использованы определители (Ward 1985, 1989, 1993, 1999), а также фотоматериалы сайта Antweb.org. Определялись муравьи по различным признакам: опушение, длина и размер глаз, размер самих особей (крупные или мелкие), длина и форма петиоля и постпетиоля. Цвет муравьёв муравьёв варьирует от ярко-жёлтого (например, *Pseudomyrmex simplex*) до полностью черного. Каждый экземпляр смонтированный на булавке был снабжен географической и определительной этикетками. Всего, для определения было смонтировано и определено более 100 экземпляров, собранных в различных точках и с разных видов растений. Данные о месте и методе сбора, а также с какого растения были собраны муравьи были занесены в базу. У каждой пробирки был свой номер, всего в работе использовано и проанализировано 88 записей. Каждая запись включала метод сбора, кроме того по-возможности указывалось растение с которого были собраны особи муравьёв. Методы сбора, например, из гнезда, ручной сбор, сбор на растениях.

Для детального анализа взаимоотношений муравьёв и акаций нами в данной работе были выбраны три модельных вида рода *Acacia*: *Acacia hindsii*, *Acacia cornigera*, *Acacia mayana*. Выбор именно этих видов не случаен. Они произрастают в разных биотопических условиях и имеют различные морфологические адаптации. *Acacia hindsii*, произрастает в сухих тропических лесах, преимущественно на тихоокеанском побережье Мексики. Она имеет тельца Бельта и экстрафлоральные нектарники. Тогда как *A. cornigera* и *A. mayana* произрастают во влажных тропических лесах, преимущественно на атлантическом побережье. Первый вид имеет как тельца Бельта, так и экстрафлоральные нектарники. Второй вид не продуцирует тельца Бельта. Кроме того, все три вида легко различимы в природе, и могут быть определены по форме шипов.

Большинство видов муравьёв рода *Pseudomyrmex* зарегистрированных по нашим данным в Мексике являются генералистами (т.е. способны заселять различные виды растений, не проявляя четкой приуроченности к конкретному виду или группе растений). Например, вид *Pseudomyrmex apache* живёт в полостях живых деревьев и кустарников различных растений рода *Quercus* (*Quercus chrysolepis*, *Quercus grisea*, *Quercus wislizenii*, *Quercus arizonica*, *Q. emoryi*, *Q. oblongifolia*, *Q. turbinella*, *Q. emoryi*, *Q. fusiformis*, *Q. oblongifolia*, *Q. santaclarensis*), *Prosopis* (*Prosopis glandulosa*), *Arctostaphylos manzanita*, *Fraxinus gall*, *Pinus attenuata cone*, *Umbellularia californica*. Вид *Pseudomyrmex simplex*

живёт в полостях живых деревьев и кустарников различных растений рода *Baccharis halimifolia*, *Cladium jamaicense*, *Laguncularia racemosa*, *Metopium toxiferum*, *Nectandra coriacea*; *Carya floridana*, *Swietenia mahagoni*, *Anacardium*, *Ardisia revoluta*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Gliricidia sepium*, *Hibiscus tiliaceus*, *Terminalia catappa*.

Подобные виды, учитывая большой объем материала, а также то, что не всегда было возможно определить вид растения «хозяина» не включены в анализ. В данной работе мы ограничились анализом взаимоотношений видов муравьев *Pseudomyrmex* и трех модельных видов акаций.

Муравьи собирались с поверхности растений и из шипов. Предпочтительным методом сбора был сбор из шипов акации, при этом, как правило, в одну пробу отбирался материал из нескольких вскрытых шипов. Учитывая агрессивность муравьев, основным способом сбора был сбор муравьев при помощи эксгаустера.

Результаты и обсуждение

В настоящее время по литературным (Vasquez, 2011) и нашим данным в фауне Мексики известно 45 видов рода *Pseudomyrmex*. Большинство этих видов распространено в тропических областях страны с влажным климатом. Однако, часть видов, например виды группы *pallidus* обитают преимущественно в северных засушливых областях. Проведенный нами анализ показал, что большинство видов рода в Мексике являются генералистами, т. е. не проявляют четкой приуроченности в выборе вида или таксономической группы растений для мест гнездования. Наиболее яркими примерами таких видов являются *P. gracilis*, виды группы *pallidus* и *P. salvini*. Эти и многие другие виды генералисты способны заселять большинство видов растений имеющих естественные полости в стеблях, стволах или под корой. Большое флористическое разнообразие и отсутствие возможности определять большинство видов растений «в поле» не позволяют провести детальный анализ их взаимоотношений с растениями хозяевами. Однако, основываясь на наших данных полевых наблюдений, мы можем с уверенностью относить такие виды к категории генералистов. Общий процент видов генералистов от всей выявленной фауны составил более 75% (суммарно для всего материала, не учитывая несколько отличные показатели по отдельным штатам).

Учитывая большую долю видов генералистов, нам показалось более интересным, для выполнения поставленных задач сконцентрироваться на видах проявляющих четкую приуроченность к конкретным видам растений, т. е. видам-специалистам. Кроме того, наибольший массив данных по видам специалистам был собран для видов заселяющих акации. Другие же пары «растение-муравей» были представлены несколькими находками и не позволяют провести задуманный анализ. Среди таких видов, стоит упомянуть интересную находку вероятно нового вида рода *Pseudomyrmex* заселяющего исключительно эндемичный вид рода *Echeveria* произрастающий на вулканических породах в окрестностях г. Мехико (Reserva Ecologica San Angel pedregal) (рис. 5). Можно предположить, что ареал данного вида ограничен небольшой зоной произрастания вида-хозяина. Однако, никаких специальных адаптаций у данного растения не обнаружено, и вероятно данный вид стоит относить к генералистам, заселяющим данный вид растения ввиду отсутствия других видов имеющих естественные полости в стеблях. На верность

нашего предположения указывает и отсутствие других видов *Pseudomyrmex* в данном резервате.

Для анализа взаимоотношений между видами *Acacia* и видами *Pseudomyrmex* нами были выбраны три модельных вида акаций: *A. hindsii*, *A. cornigera* и *A. mayana*. Первый вид преимущественно распространен в сухих тропических лесах тихоокеанского побережья, а два других во влажных тропических лесах, и наиболее обычны в штатах Веракруз и Чиapas. Кроме того, данные виды различны по наличию/отсутствию телец Бельта. Что позволило нам выдвинуть рабочую гипотезу о том, что подобные различия в местах произрастания и морфологические особенности видов растений хозяев могут быть определяющими факторами в возможности их заселения определенными видами муравьев.



Рис. 5. Эндемичный вид рода *Echeveria* sp. и населяющие его муравьи *Pseudomyrmex* sp.

Выбранные модельные виды акаций по последним данным молекулярно-генетического анализа (Gomez-Acavedo et al., 2010) входят в голофилитическую группу,

S. Gómez-Acevedo et al./Molecular Phylogenetics and Evolution 56 (2010) 393–408

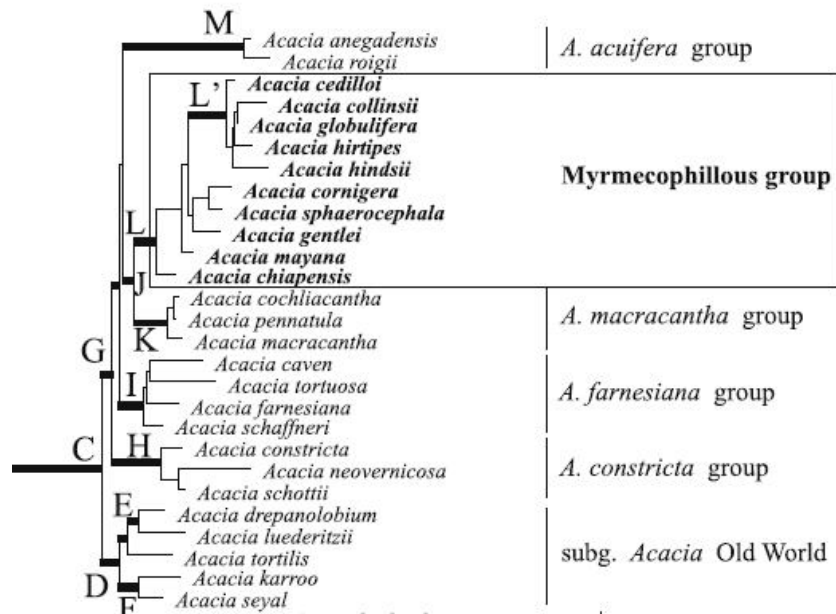


Рис. 6 Филогения видов рода *Acacia*



A. hindsii



A. mayana



A. cornigera

Рис. 7. Модельные виды акаций.

так называемых мирмекофильных акаций (рис. 6). Виды данной группы возникли в ходе длительной коэволюции с муравьями рода *Pseudomyrmex* и помимо «вздутых» шипов имеют особые образования: экстрафлоральные нектарники (дающие муравьям углеводную часть пищи) и/или тельца Бельта (дающие необходимые белки) (рис. 7)

Анализ видов зарегистрированных на модельных видах акаций показал, что в большинстве случаев (84%) каждый из видов акаций был заселен одним из видов облигатных видов-доминантов из группы видов *ferrugineus*. Данные виды распространены повсеместно в местах произрастания модельных видов акаций, и при заселении акации одним из видов группы, заселение другими видами не возможно. Подобные данные были получены и ранее (Gomez-Acevedo et al., 2010), однако они основаны на относительно небольшом фактическом материале, и нам удалось их подтвердить. Было показано, что большинство видов из группы *ferrugineus* способны заселять несколько видов акаций из мирмекофильной группы (рис. 8). Основным фактором влияющим на то каким из видов облигатных доминантов будет заселена мирмекофильная акация, по нашим данным является локальное место произрастания акации, и тот набор видов *Pseudomyrmex* населяющих данный биотоп. Таким образом, можно говорить лишь о локальных различиях в видах доминантах в пределах небольшого, как правило, участка леса изолированного естественными барьерами (ущелье, река, агроценозы и т. д.).

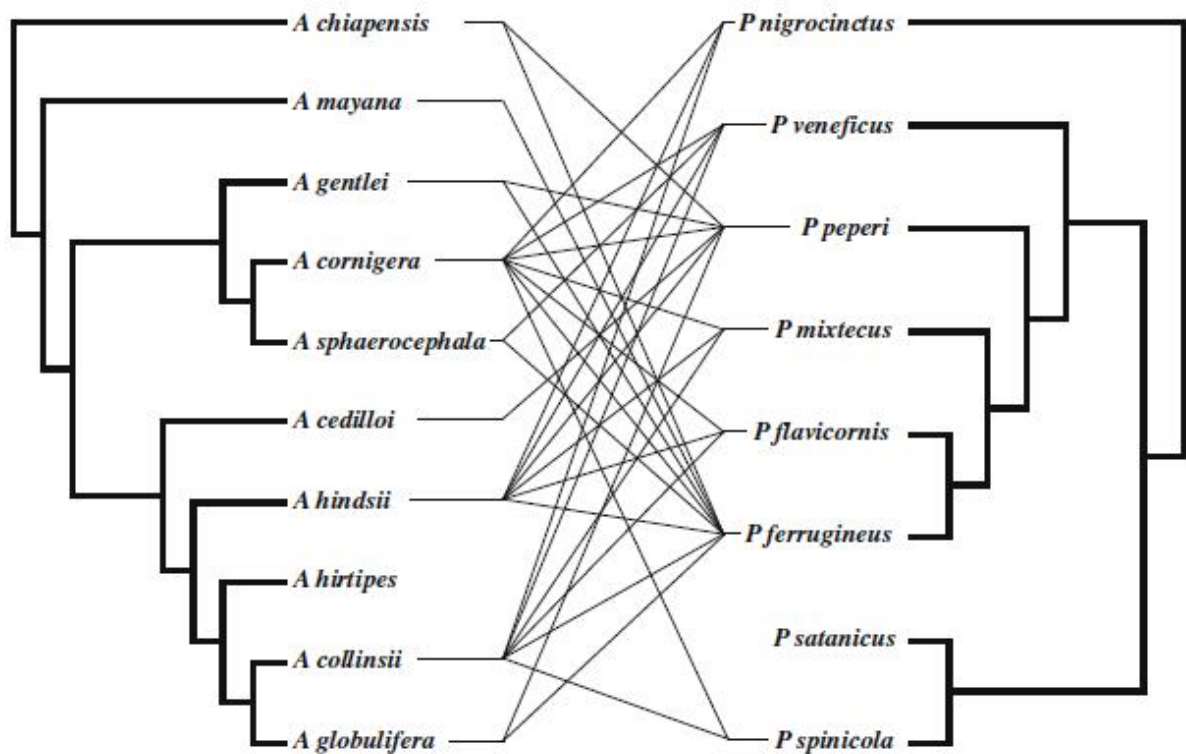


Рис. 8 Взаимоотношения между видами группы *ferrugineus* и мирмекофильными акациями.

Наши выводы основаны на фактическом материале полученном в ходе обследования фрагментированных участков сухого тропического леса на стационаре UNAM “Chamela” в штате Халиско и влажного тропического леса на стационаре UNAM “Los Tuxtlas” в штате Веракруз. Были выбраны по три локальных участка произрастания акаций (*A. hindsii* в Чамеле и *A. cornigera* в Лос Тукстлас). В целом, набор видов доминантов на каждом из стационаров не отличался, однако каждый из локальных участков отличался наличием своего вида доминанта.

Учитывая то, что нами были выявлены подобные пространственные закономерности, гипотеза о наличии уникальных групп видов муравьев приуроченных к конкретному виду акаций, нуждалась в дополнительной проверке. Нами был проанализирован материал по каждому из модельных видов акаций и суммарный материал по всем точкам сбора где произрастали данные виды. Результаты так же не выявили существенных различий.

Как считалось ранее, на мирмекофильных акациях в присутствии облигатного доминанта *Pseudomyrmex* не могут обитать другие виды муравьев. Однако, нами было обнаружено такое интересное явление как «многовидовые» ассоциации муравьев на мирмекофильных акациях. Существует очень много работ описывающих подобные ассоциации муравьев в тропических областях. Очень часто, на одном дереве может обитать более 30 видов муравьев, что сопоставимо со всей фауной муравьев Ленинградской области, например. Эти сообщества весьма структурированы по размерным, экологическим группам муравьев, по способу и времени фуражировки и т. д. С другой стороны, существует множество работ описывающих взаимоотношения муравьев и акаций не только как монодоминантные сообщества, а как моновидовые (конечно в данном случае уже не сообщества). Для анализа данного явления нами был использован материал собранный с модельных видов акаций в двух штатах Мексики (Халиско и Веракруз) и Гватемале. По всей видимости, формирование «многовидовых» ассоциаций муравьев на мирмекофильных акациях явление вполне распространенное. Интересным оставался вопрос о том, как такие ассоциации могут возникать? Весь подходящий для такого анализа материал был разделен на две группы:

1. «Многовидовая» ассоциация в присутствии облигатного доминанта;
2. «Многовидовая» ассоциация в отсутствии облигатного доминанта;

Во втором случае все оказалось достаточно просто. Если облигатный вид-доминант из группы *ferrugineus* в локальном месте произрастания акации отсутствовал, то растение могли заселять различные виды генералисты (не только из рода *Pseudomyrmex*, но и из других родов, например *Crematogaster*, *Cephalotes*, *Camponotus* и др.). В качестве примера, можно привести, такую ассоциацию на отдельно произрастающем изолированным не большим деревом *A. hindsii* в Чамеле. (Рис. 9). В ее шипах были обнаружены виды *P. gracilis*, *Cephalotes sp.*, *Camponotus planatus* и *Crematogaster sp.*, т. е. наиболее обычные виды генералисты в данном биотопе. В отдалении, на расстоянии около 300 м произрастала группа акаций все из которых были заселены только *P. ferrugineus*.



a



b



c



d

Рис. 9 «Многовидовая» ассоциация муравьев на *A. hindsii*. a – общий вид растения; b – личинки и куколки *P. gracilis* в шипе акации; c – гнездо *Crematogaster* sp. в шипе; d – шип акации заселенный *Cephalotes* sp. и ветка акации с тельцами Бельта.

Более интересным представляется явление когда «многовидовые» ассоциации формируются на мирмекофильной акации в присутствии облигатного вида доминанта. Нами всего было зарегистрировано 7 таких случаев для *A. cornigera* (5 в Мексике и 2 в Гватемале). Стоит упомянуть, что ранее, в литературе не уделялось внимания данному явлению. Не смотря на не большой материал нам удалось сделать некоторые заключения.

Во всех случаях, подобные ассоциации были отмечены для старых деревьев высотой более 4 м. Максимальное число видов, отмеченное на одном дереве, достигало 7 видов (включая облигатного доминанта). Данные ассоциации имели выраженную структуру, т. е. помимо облигатного доминанта присутствовали субдоминант (во всех случаях это был *C. planatus*) и несколько видов инфлюентов разных размерных классов и жизненных форм. Таким образом, данные ассоциации имели структуру схожую с другими сообществами дендробионтов.

Как же могут формироваться такие ассоциации в присутствии облигатного доминанта? Обычно (более чем 90% исследованных случаев) молодые растения акации имеющие от 5 до 10 шипов и высотой около 50-70 см произрастающие в зоне присутствия облигатного доминанта уже были заселены одним из видов группы *ferrugineus*. В результате анализа наших данных нами было установлено, что подобные ассоциации могут формироваться только при условии что акация достигает высоты более 3м. В этом случае нижние ветви отмирают и не имеют экстрафлоральных нектарников и не продуцируют тельца Бельта (Рис. 10). При этом облигатный вид-доминант контролирует только зону ветвей имеющих нектарники и тельца Бельта, и не спускается по стволу ниже данной зоны. Старые шипы (как готовые естественные полости) при этом могут заселяться видами-генералистами различных размерных классов и экологических предпочтений. Причем видовой состав таких ассоциаций зависит только от локального «пулла» видов локальной фауны.



Рис. 10. Распределение «зон контроля» между облигатным доминантом (а) и субдоминантом и инфлюентами (b) на *A. cornigera* в штате Чиapas.

Таким образом, в ходе нашей работы установлено что большинство видов рода *Pseudomyrmex* в фауне Мексики являются генералистами и способны заселять любые виды растений имеющие естественные полости в стеблях и стволах, как травянистых, например бамбук, так и древесные формы. Нашими данными подтверждено, что виды облигатные доминанты (специалисты) из группы *ferrugineus* не проявляют четкой приуроченности к конкретным видам мирмекофильных акаций, наличие того или другого вида облигатного доминанта обусловлено локальными особенностями произрастания акаций-хозяев. Многовидовые ассоциации муравьев могут формироваться либо в отсутствии вида-доминанта, либо на старых деревьях высотой более 3м.

Выводы

1. Видовое разнообразие муравьев рода *Pseudomyrmex* в Мексике достаточно велико (45 видов), однако локальная фауна остается недостаточно изученной. После окончательной обработки наших материалов сведения о мексиканской фауне рода могут быть увеличены почти в двое.

2. В ходе нашей работы установлено, что большинство видов рода *Pseudomyrmex* в фауне Мексики являются генералистами (75%) и способны заселять любые виды растений имеющие естественные полости в стеблях и стволах, как травянистые (например бамбук), так и древесные формы. Остальные виды рода, прежде всего виды группы *ferrugineus*, заселяют мирмекофильные виды акаций имеющие специальные адаптации в виде полых шипов, экстрафлоральных нектарников и телец Бельта.

3. В результате суммарного анализа материала, различий в составе населяющих три модельные виды акаций (*A. hindsii*, *A. cornigera* и *A. mayana*) видов муравьев не выявлено. Нашими данными подтверждено, что виды облигатные доминанты (специалисты) из группы *ferrugineus* не проявляют четкой приуроченности к конкретным видам мирмекофильных акаций, наличие того или другого вида облигатного доминанта обусловлено локальными особенностями произрастания акаций-хозяев, и нивелируются при обобщении данных для крупных районов.

4. В результате впервые проведенного специального анализа возможных путей формирования «многовидовых» ассоциаций муравьев населяющих акации, установлено, что подобные ассоциации могут возникать либо в отсутствии вида-доминанта, либо (при его отсутствии) на старых деревьях высотой более 3м. При этом происходит четкое разделение «зон влияния» между облигатным доминантом и видом субдоминантом и инфлюентами.

Благодарности

Я хочу высказать искреннюю благодарность моему научному руководителю Дмитрию Александровичу Дубовикову за предоставленный материал по муравьям рода *Pseudomyrmex*, собранный им в Мексике, а также фото и видео материалы о их связях с акациями и другими растениями для анализа.

Список литературы

1. Брайен М.В. Общественные насекомые: Экология и поведение. М.: Мир, 1986. - 400 с., ил.
2. Воронцов А.И. Лесная энтомология: Учебник для студентов лесохозяйств. спец. вузов. / А.И. Воронцов. - 4-е изд., перераб. и доп. - М.: Высшая школа, 1982. - 384 с., и
3. Жизнь растений. Том 5. Часть 2. Цветковые растения \ Под. ред. А.Л. Тахтаджяна - Москва: Просвещение, 1981 - с.511
4. Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии / Ю.А. Захваткин - М.: Колос, 2001. -376 с: ил.
5. Кипятков В.Е. Мир общественных насекомых / В.Е. Кипятков- Л.: Издательство Ленинградского университета. 1991. 408 - с.
6. Малышев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С.И. Малышев -- М.-Л.: Наука, 1966. - 330 с.
7. Менниджер, Э. Причудливые деревья / Э. Менниджер; Перевод с англ. И. Г. Гуровой, под редакцией и с предисл. П. И. Лапина. - М.: Мир, 1970. - 371 с., ил.
8. Патури Ф. Растения - гениальные инженеры природы / Ф. Патури. - М.: Прогресс, 1979. - 271 с., ил.
9. Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоологический журнал. - 2003. - Т. 82, №7. - С. 816—824
10. Рындевич С.К. Основы экологии: учебно-методическое Пособие для студентов небиолог. Специальностей высш. Учебн. Заведений / С.К. Рындевич. - Барановичи: РИО БарГУ, 2009. - 304 с.
11. Секреты природы. Удивительный мир животных и растений. / Изд-во "Ридерз Дайджест", 1999. - 432 с., ил.
12. Словарь - Справочник энтомолога [Электронный ресурс] / Энтомология. Курс общей энтомологии. -- [Москва?], 2014. - Режим доступа: <http://www.entomologa.ru/book/31.htm>. Дата доступа: 22.03.2014.
13. Чернышев В.Б. Экология насекомых / В.Б. Чернышев. - М.: Изд-во МГУ, 1996. - 297 с.
14. Beattie, A. J. 1978. Plant-animal interactions affecting gene fl ow in Viola. In The pollination of fl owers by insects, ed. A. J. Richards, 151–64. Linnean Society Symposium Series, no. 6. London: Academic Press.

15. Beattie, A. J., and L. Hughes. 2002. Ant-plant interactions. In Herrera and Pellmyr 2002, 211–35.
16. Belt, T. 1874. The naturalist in Nicaragua. London: John Murray.
17. Bronstein, J. L. 1994a. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9:214–17.
18. Chapela, Y. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungus. *Science* 266:1691–94.
19. Cox, C. B., and P. D. Moore. 1993. *Biogeography*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
20. De Andrade, J. C., and J. P. P. Carauta. 1982. The *Cecropia*-Azteca association: A case of mutualism? *Biotropica* 14:15.
21. Delpino, F. 1875. Rapporti tra insetti e tra nettari estranuzali in alcune piante. *Bolletino della Societa Entomologica (Firenze)* 7:69–90.
22. Dieckmann, U., B. O'Hara, and W. Welser. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 14:88–90.
23. Fiebrig, K. – *Cecropia* palmate und ihr Verhältniss zu Azteca Alfari. *Biol. Zbl.* XXIX, 1909.
24. Hickman, J. C. 1974. Pollination by ants: A low-energy system. *Science* 184: 1290–92.
25. Hinkle, G., J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and M. L. Sogin. 1994. Phylogeny of the Attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science* 266:1695–97.
26. Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
27. Huston, M. A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
28. Ihering, H. – Die *Cecropien* und ihre Schutzameisen. *Engler's Bot. Jahrb.* 39, 1907.
29. Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249–75.
30. Janzen, D. H. 1967a. Fire, vegetation structure, and the ant x *Acacia* interaction in Central America. *Ecology* 48:26–35.
31. Janzen, D. H. 1967b. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Scientific Bulletin* 47:315–558.
32. Janzen, D. H. 1969a. Allelopathy by myrmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50:147–53.

33. Janzen, D. H. 1969b. Birds and the ant x Acacia interaction in Central America, with notes on birds and other myrmecophytes. *Condor* 71:240–56.
34. Janzen, D. H. 1973b. Evolution of polygynous obligate Acacia-ants in western Mexico. *Journal of Animal Ecology* 42:727–50.
35. Kalisz, S., F. M. Hanzawa, S. J. Tonsor, D. A. Thiede, and S. Voigt. 1999. Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 80:2620–34.
36. Keeler, K. H. 1989. Ant-plant interactions. In *Plant-animal interactions*, ed. W. G. Abrahamson, 207–42. New York: McGraw-Hill.
37. Kohl, H. – Die Ameisenpflanzen des tropischen. Africa. *Natur u. Offenbarung* 55. Bd, 1909.
38. Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* saplings (Mimosoideae) by ants. *Ecology* 65:1787–93.
39. Koptur, S. 1992a. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In *Insect-plant interactions*, ed. E. Bernays, 4:81–129. Boca Raton, FL: CRC Press.
40. Longino, J. T. 1991. Azteca ants in *Cecropia* trees: Taxonomy, colony structure, and behaviour. In Huxley and Cutler 1991, 271–88.
41. Mueller, U. G., S. A. Rehner, and T. R. Schultz. 1998. The evolution of agriculture in ants. *Science* 281:2034–38.
42. Mulcahy, D. L. 1979. The rise of angiosperms: A geneecological factor. *Science* 206:20–23.
43. Müller, F. – Die Imbauba und ihre Beschützer (Kosmos, 1880/81).
44. Nathan, R., and H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants, and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278–85.
45. Neuwenhuis von Üxküll-Güldenbrandt. – Extraflorale Zuckerausscheidungen u. Ameisenschutz. *Ann. Jardin Botan. Buitenzorg* 2. Serie, Vol. VI.
46. Oliveira, P. S., and A. V. L. Freitas. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–70.
47. Peakall, R., and A. J. Beattie. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. *Functional Ecology* 3:515–22.
48. Peakall, R., and A. J. Beattie. 1995. Does ant dispersal of seeds in *Sclerolaena diacantha* (Chenopodiaceae) generate local spatial genetic structure? *Heredity* 75:351–61.
49. Pellmyr, O., and L. B. Thien. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: Keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon* 35:76–85.

50. Pielou, E. C. 1979. Biogeography. New York: Wiley.
51. Price, P. W. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. In Price et al. 1991, 51–69.
52. Raven, P. H., R. F. Evert, and S. E. Eichhorn. 1986. Biology of plants. New York: Worth.
53. Rettig, E. – Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen. Beiheft Bot. Zentralbl. 17. Iena, 1904.
54. Rico-Gray, V., J. T. Barber, L. B. Thien, E. G. Ellgaard, and J. J. Toney. 1989. An unusual animal-plant interaction: Feeding of *Schomburgkia tibicinis* by ants. *American Journal of Botany* 76:603–8.
55. Rico-Gray, V., J. G. García-Franco, M. Palacios-Rios, C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla, and J. A. Navarro. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200.
56. Risch, S., M. McClure, J. Vandermeer, and S. Waltz. 1977. Mutualism between three species of tropical Piper (Piperaceae) and their ant inhabitants. *American Midland Naturalist* 98:433–44.
57. Scheiner, S. M., and J. M. Rey-Benayas. 1994. Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* 8:331–47.
58. Schimper. – Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen America. Iena, 1888.
59. Schneider, H., E. Schuettpeiz, K. M. Pryer, R. Cranfi ll, S. Magallón, and R. Lupia. 2004. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428:553–57.
60. Schupp, E. W. 1986. Azteca protection of *Cecropia*: Ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70:379–85.
61. Schupp, E. W., and D. H. Feener. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In Huxley and Cutler 1991, 175–97.
62. Sjostedt, I. – Akaziengallen u. Ameisen auf den Ostafrikanischen Steppen. *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Kilimandjaro-Exped.* Upsala, 1908.
63. Thien, L. B. 1980. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12:1–14.
64. Thien, L. B., P. Bernhardt, G. W. Gibbs, O. Pellmyr, G. Bergstrom, I. Groth, and G. McPherson. 1985. The pollination of *Zygogynum* (Winteraceae) by a moth, *Sabatinca* (Micropterigidae): An ancient association? *Science* 227: 540–43.
65. Thien, L. B., S. Kawano, H. Azuma, S. Latimer, M. S. Devall, S. Rosso, S. Elakovich, V. Rico-Gray, and D. Jobes. 1998. The floral biology of the

- Magnoliaceae. In *Magnolias and their allies*, ed. D. Hunt, 37–58. Milborne Port, UK: International Dendrology Society and Magnolia Society.
66. Thompson, J. N. 1982. *Interaction and coevolution*. New York: Wiley.
67. Trelease, W. 1881. The foliar nectar of *Populus*. *Botanical Gazette* 6:384–90.
68. Uhle, E. – Ameisenpflanzend. *Bot. Jahrb.* Bd. 37, 1906.
69. Ward, P. S. 1985. The Nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Quaestiones Entomologicae* 21:209-246.
70. Ward, P. S. 1989A. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaest. Entomol.* 25:393-468.
71. Ward, P. S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *J. Hym. Res.* 2:117-168.
72. Ward, P. S. 1999B. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zool. J. Linn. Soc.* 126:451-540.
73. Wheeler, W. M. 1910. *Ants: Their structure, development, and behavior*. New York: Columbia University Press.
74. Willing, M. R., D. M. Kaufman, and R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:273–309.
75. Willmer, P. G., and G. N. Stone. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* 388:165–67.